

日本の哺乳類の動物地理 ー イギリス諸島との比較から動物相の特徴や成り立ちを考える ー

河村 愛* 河村 善也**

* 富山大学人間発達科学部

** 名誉教授

Zoogeography of Mammals in Japan: Characteristics and Formative Process of Their Fauna Considered by the Comparison with That in the British Isles

Ai KAWAMURA* and Yoshinari KAWAMURA**

*Faculty of Human Development, University of Toyama, Toyama 930-8555, Japan

**Professor Emeritus of Aichi University of Education, Kariya 448-8542, Japan

I. はじめに

動物地理学の主要な課題をわかりやすく表すと、George (1962) が述べているように、なぜ地球上の場所によって生息する動物が異なっているのかということ、たとえばゾウやサイは現在アフリカやアジアにいるのに、なぜ南北アメリカにいないのかということになる。このような課題の解明を目指すには、まずそれぞれの種が現在、地球上で空間的にどのような分布をしているかを知る必要がある。多くの種の分布がわかると、それを重ね合わせて、それぞれの地域の動物相がわかるが、さらに地球上（特に陸地）には動物相が大きく変化する境界があることもわかる。そのような境界を境に、地球表面は動物地理区と呼ばれる区域に分けられる。陸地では、たとえば図1のように旧北区、東洋区、エチオピア区といった動物地理区の大区分が行われている。

陸棲哺乳類の場合、それぞれの種の分布は場所ごとの気候・植生といった環境要因だけでなく、地球史の中でその場所が現在までに経てきた歴史(地史)によっても決まる。気候・植生が似ていて、同じ動物地理区に属していても、2つの地域の動物相に大きな違いがある場合には、それぞれの地域の地史の違いが動物相に大きく影響していることが考えられる。

日本は、ユーラシア大陸の東縁にへばりつくようにならない島嶼群で、その大部分は旧北区に属している(図1のA)。日本には現在、数多くの陸棲哺乳類が生息しているが、その動物相の特徴や成り立ちを明確にするために、同じ動物地理区に属していて、環境の似

た別の島嶼との比較が重要と考えられる。そこで本稿では、ユーラシア大陸の西縁で日本と対照的な位置にあり、全域が旧北区に属するイギリス諸島(図1のB)の動物相との比較を行うことにした。イギリス諸島は日本よりやや高緯度にあるが、日本と比較的近い面積をもち(表1)、日本と同様にその多くが温帯に属し、人為的な変化が起る前は、広く森林に覆われていた島嶼群である。このように現在の環境が似ているので、動物相に目立った違いがあれば、その違いは地史的要因によるものと考えられる。そうだとすると、その地史的要因は何なのかを考えるとともに、そのことをもとに日本の動物相の特徴や成り立ちをより明確にすることを、ここでは考えてみたい。

II. 現在の日本の地理的環境

日本は、日本本土(北海道と本州・四国・九州)とその周辺に点在する小さな属島、それに九州の南にあって台湾まで弧状に点々と連なる小さな島々からなる琉球列島、さらに小笠原諸島や大東島など太平洋の沖合にあるごく小さな島々からなる(図2)。太平洋の沖合の島々以外は、大陸周縁の水深が200m以浅の大陸棚上にある、過去に大陸と陸地接続したことのある大陸島(continental island)であり、太平洋の沖合の島々は水深が4000mを越える大洋底からそびえ立った小さな島で、過去に大陸と陸地接続したことのない海洋島(oceanic island)に分類される(このような島嶼の分類はVan der Geer et al., 2010など参照)。海洋島では、陸棲哺乳類はごく一部の飛行性の

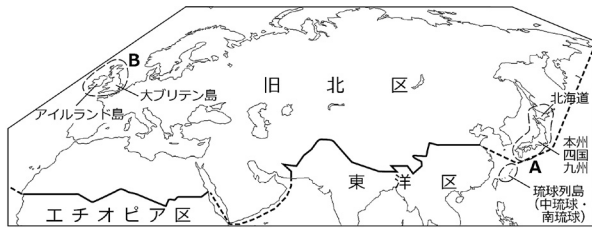


図1 ユーラシアとアフリカ北部の動物地理区、および日本(A)とイギリス諸島(B)の位置。旧北区と他の動物地理区の境界線はCorbet (1978) によるが、破線で表された海洋の部分は旧北区の範囲を示すために便宜的に引かれたものと思われる。

表1 日本とイギリス諸島の主要な島のおおよその面積の比較。国立天文台 (2018) のデータにもとづいて作成。

	面積 (万km ²)
日本	
北海道	7.8
本州	22.8
四国	1.8
九州	3.7
イギリス諸島	
大ブリテン島	21.9
アイルランド島	8.3

種(翼手目の種)や人間が持ち込んだものなど、ごくわずかな種しか生息していないので、以下の議論からは除外する。

日本のほとんどを占める大陸島のうち、琉球列島は吐噶喇海峡(図2のc)より北の北琉球、そこから慶良間ギャップ(図2のd)までの中琉球、さらに南で与那国島の西の海域(図2のe)までの南琉球に分けられるが、これらの境界になっている海域は、いずれも大陸棚よりはるかに深い。

日本では、古くからそれぞれの大陸島の動物相の違いにもとづいて動物地理区の境界線が考えられてきた(徳田, 1941; 1969など参照)。世界の動物地理区の大区分に対応した旧北区と東洋区の境界線は吐噶喇海峡に引かれ、ここは渡瀬線と呼ばれている。したがって、中琉球と南琉球は東洋区に含まれ、北琉球と日本本土およびその属島は旧北区に含まれる(図1、2)。このようなことから、北琉球は日本本土の属島に含めて考え、東洋区の部分は以下のイギリス諸島との比較からは除外する。一方、日本本土のうち、本州と四国、九州はそれぞれの間の海峡が一般に狭く浅いため、哺乳類の動物相にもほとんど違いがなく、ひとまとまりとして本州・四国・九州として取り扱う。このような本州・四国・九州およびその属島と大陸との境界線は、対馬と朝鮮半島の間の朝鮮海峡に引かれ、朝鮮海峡線

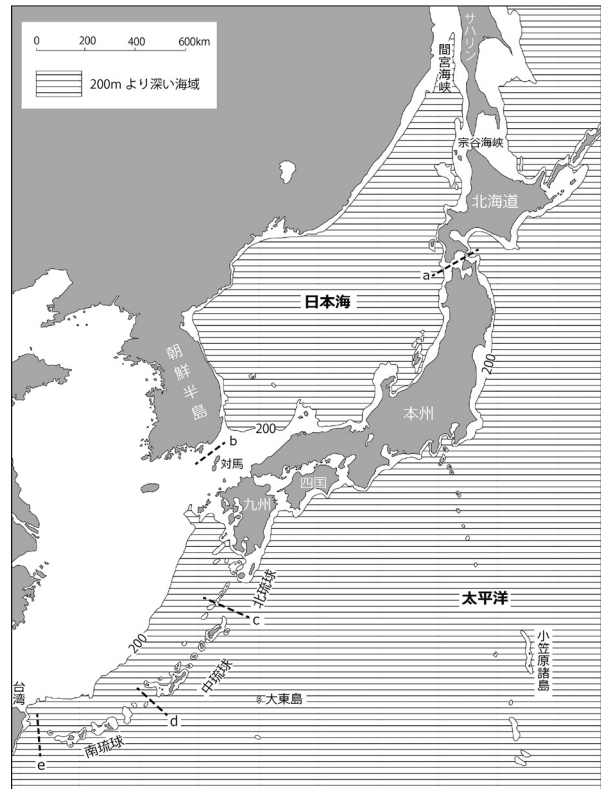


図2 日本とその周辺の地図。海域には200mの等深線を入れた。a: 津軽海峡、b: 朝鮮海峡、c: 吐噶喇海峡、d: 慶良間ギャップ、e: 与那国島の西の海域。

と呼ばれている(図2のb)。朝鮮海峡の最も狭いところは、幅約50km、海峡中央の深い部分で最も浅くなっているところの水深は約130mである。本州・四国・九州およびその属島と北海道およびその属島の境界線は津軽海峡に引かれ、ブラキストン線と呼ばれている(図2のa)。津軽海峡の最も狭いところは幅約20kmで、海峡中央の深い部分で最も浅くなっているところの水深は約140mである。

一方、北海道はサハリンや近隣の大陸と哺乳類の動物相に大きな違いがないことが知られている。北海道とサハリンの間の宗谷海峡(図2)は、最も狭いところで幅約50kmであるが、海峡中央の深い部分で最も浅いところは水深が約60mしかない。また、サハリンと近隣の大陸の間の間宮海峡(図2)は、最も狭いところの幅が約10kmしかなく、水深は海峡中央の深い部分でもわずか10mほどしかない。

Ⅲ. 現在のイギリス諸島の地理的環境

イギリス諸島は、本州とほぼ同じ面積の大ブリテン島(グレートブリテン)と、北海道よりやや大きなアイルランド島が主要な島で、そのまわりに小さな属島が点在している(図3、表1)。これらの島は、すべて大陸島である。大ブリテン島とヨーロッパ大陸の間のドーバー海峡は、最も狭いところで幅約30kmである

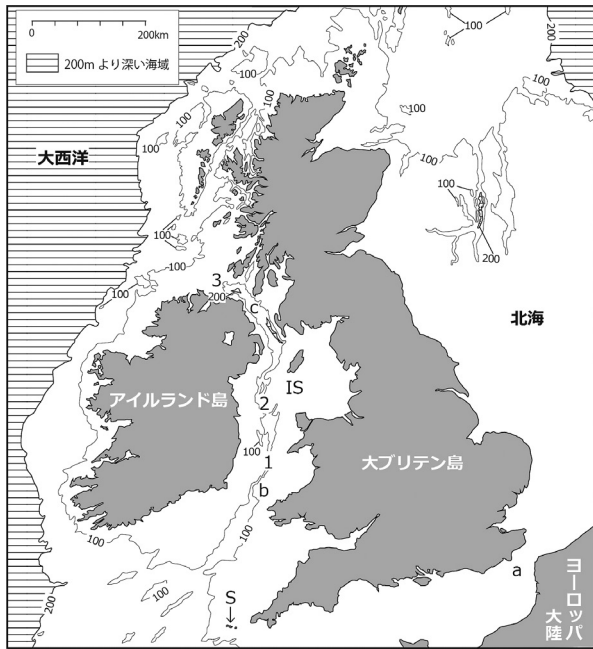


図3 イギリス諸島とその周辺の地図。海域には100mと200mの等深線を入れた。a:ドーバー海峡、b:セントジョージ海峡、c:ノース海峡、IS:アイリッシュ海、S:シリー諸島、1~3:アイリッシュ海中央にある細い溝状の窪みが浅くなっているところ (Sutcliffe, 1985 による)。

が、海峡中央の深いところの水深は30~50mしかない (図3のa)。大ブリテン島とアイルランド島の間の海域は、アイリッシュ海と呼ばれ、それが狭くなっているのは南のセントジョージ海峡と北のノース海峡である (図3のb、c)。幅の最も狭いところは前者で約80km、後者で約20kmである。アイリッシュ海は、その大部分が水深100m以下の浅い海であるが、図3のように中央に水深100mを越す非常に細長い溝状の窪みがある。Sutcliffe (1985) によれば、この窪みには浅くなった部分が3カ所にあり (図3の1~3)、それらの部分の水深は南のものから順に84m、90m、55mとされている。

IV. 現在の日本の哺乳類の動物相の特徴

現在の日本の哺乳類の動物相の主要な特徴の一つとして、亀井ほか (1988) はまず「種類が豊富で固有種が多いということ」をあげている。しかし、この特徴は日本を全体として見た場合のことであり、上で述べた日本の中での地域ごとの特徴をきめ細かく見て述べているわけではない。また、日本以外の地域との比較でも、中国全体との比較を行っているが、図1に示したように中国には旧北区の部分と東洋区の部分があり、その比較はごく大まかなものでしかない。さらに、そこで用いられているデータも現在の知識からはかなり古いものである。

そこで本稿では、日本を旧北区の部分に限り、そこ

を北海道およびその属島と、本州・四国・九州およびその属島の2つの地域に分けて、それぞれに生息する陸棲哺乳類の種ごとの分布図をもとに、それぞれの地域に生息する種の数と、その種がその地域のみで生息する固有種か、他の地域にも生息する種なのかを判定して、その地域の固有種の数を求めた。これらを求める際には、現在それぞれの地域に生息する種のうち、人間の活動によって作り出された環境や食物に依存して生活し、人間の活動に伴って分布を広げる住家性の種 (ハツカネズミやドブネズミなど) や、人間によってその地域に持ち込まれた種 (ヌートリアやアライグマなど)、それに家畜やそれが野生化したもの (カイウサギやノネコなど) は除外した。

固有種かどうかを判定する際には、その種をどのように分類するかによって、分布域が大きく変化することがある。たとえば、食肉目のニホンアナグマは本州・四国・九州と一部の属島に分布しているが、これをユーラシア大陸に広く分布するアナグマという種 (*Meles meles*) に含めたり、その亜種にするという考え (今泉, 1960; Corbet, 1978; 阿部ほか, 2008 など) と、大陸のものとは異なる独立種 (*M. anakuma*) とする考え (Wozencraft, 2005; Ohdachi et al., 2015 など) がある。後者の分類に従えば、ニホンアナグマは本州・四国・九州とその属島の固有種ということになる。

ここでは、日本の哺乳類全般を扱った最近の文献 (Ohdachi et al., 2015) で用いられている分類に従い、そこに掲載されている分布図を基本に、他の文献 (Corbet, 1978; Corbet and Hill, 1992; 阿部ほか, 2008) の分布図も参考にして、それぞれの地域に分布する種が固有種かどうかを判定した。その例を図4に示したが、この図の上のヒミズ (*Urotrichus talpoides*) は、本州・四国・九州とその属島のみで分布するのでこの地域の固有種、下のタヌキ (*Nyctereutes procyonoides*) は、日本本土とその属島だけでなく近隣の大陸にも広く分布するので、本州・四国・九州とその属島をとっても、北海道とその属島をとっても、固有種ではないことになる。

このようにして数えた目ごと全種数とその合計、それに目ごとに数えた固有種の数とその合計、さらに固有種の割合を地域ごとにまとめて表2に表した。この表から北海道とその属島には40種もの陸棲哺乳類が生息している反面、それらには固有種がまったくないという動物相の特徴が読みとれる。それらの種には、サハリンや近隣の大陸と共通する種が多いこと、さほど多くはないが、本州・四国・九州およびその属島と共通の種があることもその特徴としてあげられる (アカネズミやヒメネズミなど)。

一方、本州・四国・九州およびその属島には、さらに多い61種もの陸棲哺乳類が生息し、その約半数が固有種という著しい特徴が、その動物相にあることも

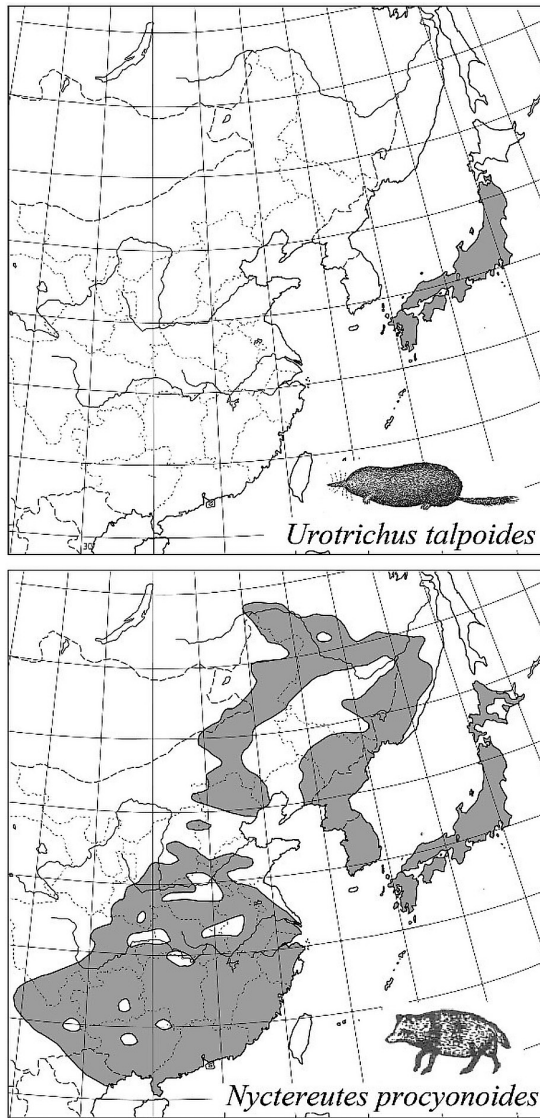


図4 本州・四国・九州およびその属島に現在生息する種で、この地域の固有種とそうでないものの例。上はヒミズの分布域で、この地域の固有種。下はタヌキの分布域で、タヌキはこの地域以外にも分布するので固有種ではない。日本での分布は Ohdachi et al. (2015) によるが、日本の周辺地域での分布は Corbet (1978) と Corbet and Hill (1992) を参考にした。

表2から読み取れる。残り約半数は近隣の大陸や北海道などと共通する種である。

以上のことから亀井ほか (1988) が述べている「種類が豊富」という特徴は北海道およびその属島と、本州・四国・九州およびその属島の両方に当てはまるが、「固有種が多い」という特徴は後者のみに当てはまることになる。

V. 現在のイギリス諸島の動物相の特徴

古くから研究の伝統があるヨーロッパでは、そこに分布する哺乳類を網羅して、それぞれの種を詳しく記載した図鑑や、それに類する学術的な書籍がこれまで数多く出版され、それらにはそれぞれの種の分布図が

表2 日本とイギリス諸島に現在生息している哺乳類の目ごとの種数とその中の固有種の数 (括弧内の数字)。20 世紀になってから絶滅したものを含む。各地域には属島を含む。日本のものは Ohdachi et al. (2015)、イギリス諸島のものは Mitchell-Jones et al. (1999) の分類と分布図にもとづいているが、分布図については他の文献のものも参考にした。住家性の種や人為的に持ち込まれた種、それに家畜やそれが野生化したものは除外してある。

	北海道	本州・ 四国・九州	大ブリ テン島	アイル ランド島
ハリネズミ形目*	0(0)	0(0)	1(0)	1(0)
トガリネズミ形目*	4(0)	12(11)	4(0)**	1(0)
翼手目	16(0)	23(5)	15(0)	10(0)
霊長目	0(0)	1(1)	0(0)	0(0)
兎目	2(0)	1(1)	2(0)	1(0)
齧歯目	9(0)	10(7)	10(0)	2(0)
食肉目	8(0)	11(3)	8(0)	5(0)
偶蹄目	1(0)	3(1)	2(0)	1(0)
種数の合計	40(0)	61(29)	42(0)	21(0)
固有種の割合	0%	47.54%	0%	0%

*これらの2グループを食虫目に一括する分類方式 (コルバートほか、2004 など) もある。**シリー諸島 (図3) のみに分布する *Crocidura suaveolens* (大陸に広く分布) は、Yalden (1999) によれば青銅器時代の人為的な移入の可能性があり、除外してある。

載せられていることも多い。近年の代表的なものをとっても、Niethammer and Krapp (1978)、Björvall and Ullström (1986)、Corbet and Harris (1991)、Mitchell-Jones et al. (1999)、Aulagnier et al. (2009) など数多くのものがあるが、それぞれで種の分類や分布図にさほど大きな違いはない。ここでは、Mitchell-Jones et al. (1999) の分類と分布図を用いて、イギリス諸島の大ブリテン島とアイルランド島 (それぞれの属島を含む) に現在生息する陸棲哺乳類について、日本の場合と同様に住家性の種や人間によって持ち込まれた種、それに家畜やそれが野生化したものを除いて、それらの島ごとに目別の種の総数とそこでの固有種の数を数えるとともに、固有種が全体に占める割合も求めて、表2に示した。この表から大ブリテン島には42種、アイルランド島には21種の陸棲哺乳類が生息していることがわかるが、いずれの島でも固有種はなく、すべてがヨーロッパ大陸に分布する種であることもわかる。

VI. 日本とイギリス諸島の比較

現在の日本とイギリス諸島の陸棲哺乳類の動物相を比較すると、日本では北海道 (属島を含む、以下同様) と本州・四国・九州 (属島を含む、以下同様) の間で、固有種の割合に著しい差があるのに、大ブリテン島とアイルランド島の間ではその割合に差はなく、いずれも北海道と同じ0%である (表2)。また、北海道とそれらイギリス諸島の2島の動物相は、それぞれを構成する種は違っていても、近隣の大陸のものとよく似た

内容をもつという点で共通している。一方、北海道に生息する陸棲哺乳類の総数は40種で、この数は面積が3倍ほどもある大ブリテン島の42種とほぼ同じであり、面積に近いアイルランド島の21種と比べると、北海道には約2倍もの種が生息していることになる(表1、2)。このようなことから、北海道にはイギリス諸島と比べて、狭いところに多くの種が生息していることがわかる。

本州・四国・九州に生息する陸棲哺乳類の種数は、大ブリテン島やアイルランド島のもの、それに北海道のものよりさらに多い。本州・四国・九州を構成するそれぞれの島のように、動物相の内容に差がない大ブリテン島とアイルランド島を一括して、1万km²あたりの種数を求めると、本州・四国・九州が2.16、大ブリテン島・アイルランド島は1.39となり、北海道ほどではないにしても、本州・四国・九州には単位面積当たりでも、かなり多くの種が生息していることがわかる。また、本州・四国・九州の動物相の中には、大ブリテン島やアイルランド島、それに北海道では見られない固有種が高い割合で含まれている。このことは、本州・四国・九州の動物相が周辺の大陸や北海道のものとかかなり大きな違いがあること、また周辺の大陸の動物相との類似性という点では、大ブリテン島やアイルランド島のものとも大きな違いがあることを示している。このような本州・四国・九州と北海道、またはそれらと大ブリテン島やアイルランド島との動物相の違いがどうして生じたのかを、これらの地域の第四紀の地史と関係づけて考えてみたい。

VII. 第四紀の地史と動物相の成り立ち

陸棲哺乳類の現生種の出現時期は、ヨーロッパや北アメリカの化石記録から第四紀と考えられ(Kurtén, 1968やKurtén and Anderson, 1980のデータ参照)、その多くは第四紀後半で100万年前頃より後と考えられる。そのため、ここでは第四紀に焦点をあてて、その地史を概観する。地球史の中で第四紀という時代は、河村・河村(2018)も述べているように環境激変の時代で、その環境変動については、海底のボーリングコアに含まれる有孔虫殻の酸素同位体比の研究から、詳しく解明されてきた。それによれば、第四紀前半には周期が短く、振幅が比較的小さい寒暖変化が繰り返されたが、100万年前頃の移り変わりの時期(Mid-Pleistocene transition)より後になると、1回の周期が10万年ほどに長くなり、寒暖変化もその前より大きくなったことが明らかにされている(Clark et al., 2006など)。このことは、河村・河村(2018)にも図を示して解説されている。現生種の多くは、この移り変わりの時期の頃かそれより後に現れたことになる。この約10万年の周期の中で、寒冷な時期(氷期)に

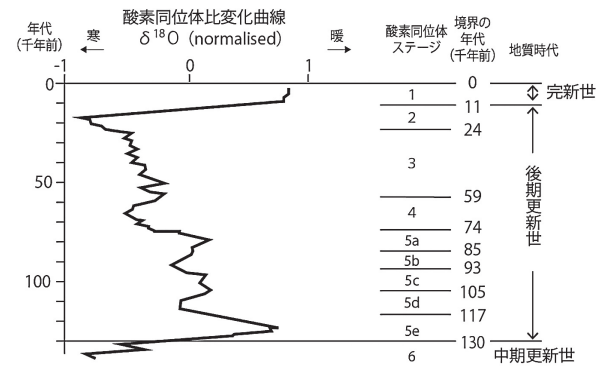


図5 第四紀後期(約13万年前～現在)の寒暖変化と詳しい時期区分。酸素同位体比変化曲線は Martinson et al. (1987) による。

は北半球の陸上に巨大な氷床・氷河が形成され、海面は著しく低下し、温暖な時期(間氷期)には氷床・氷河は融けて、海面は著しく上昇した。約13万年前から約1万年前までの最後の周期と、その後(完新世)の寒暖変化の様子を図5に示したが、これと同様の変化はそれ以前でも100万年前頃まで繰り返したと考えられる。

図5には、酸素同位体比変化曲線による詳しい時期区分である酸素同位体ステージも示されているが、その中のステージ2はこの最後の周期で最も寒冷な時期であり、その前の周期のステージ6と同程度に寒冷であったと考えられる。一方、現在を含むステージ1(完新世)や5eは現在と同程度に温暖な間氷期と考えられる。ステージ2や6のような氷期の氷床・氷河の分布は、氷河性堆積物の分布などから明らかにされているが、それを図6に示した。この図からユーラシア大陸北部では西側にフェノスカンジア氷床(Fennoscandian ice sheet)と呼ばれる巨大な氷床が発達したのに、東側にはこれほど大規模な氷床・氷河は発達しなかったことがわかる。日本は東側の地域の南部にあたり、一部の高山を除いて、氷床・氷河はまったく発達しなかった。

西側の地域のイギリス諸島では、氷期には大ブリテン島の北側の半分ないしは3分の2と、アイルランド島の大部分が氷床に覆われ(Stuart, 1982; Sutcliffe, 1985など)、氷床に覆われなかった地域も、寒冷で乾燥したマンモスステップと呼ばれる草原や、ツンドラになっていたとされる(Kahlke, 1981; Lister and Bahn, 1994など)。また、ステージ2の寒冷のピークでの海面低下量は120m程度とされ(町田ほか, 2003参照)、大ブリテン島で氷床に覆われなかった地域は、完全にヨーロッパ大陸の一部になっていた。

このような地史から、イギリス諸島の動物相の成り立ちを考えると、ステージ2に氷床に覆われた地域では、ホッキョクグマなどの特別な種を除いて、陸棲哺乳類は生息できなかったはずで、氷床に覆われなかつ

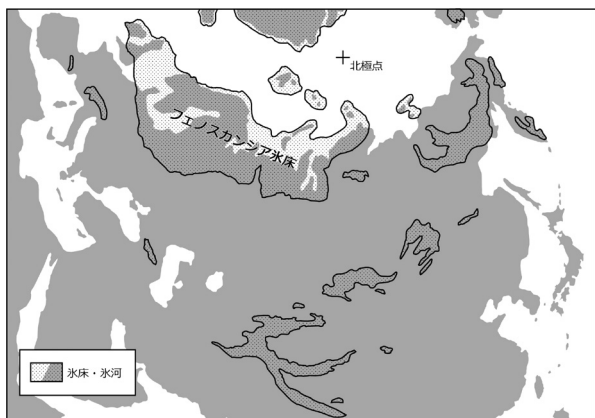


図6 ユーラシアにおける氷期の氷床・氷河の分布。海岸線は現在のもので、氷期には東シナ海などの大陸棚のかかなりの部分は陸化していたと考えられる。Flint (1971) の図をもとに作成。その後の文献 (Kahlke, 1981; Williams et al., 1993 など) でも、氷床・氷河の分布は大きく変わらない。

た地域でも現在とまったく違う極北の哺乳類 (レミング類やホッキョクギツネ、トナカイなど) を主とする動物相が見られたと考えられる。このことは、その時期の哺乳類の化石記録からも推定されている (Stuart, 1982; Yalden, 1999 など)。ステージ2から1にかけての急激な温暖化に伴って (図5)、極北の種を主とする動物相は姿を消し、海面上昇で大ブリテン島が大陸から切り離される前に、温暖な地域に生息していた大陸の動物群が大挙してそこに流入し、アイルランド島との間にあった細い陸橋 (図3の1～3の位置) を通って、アイルランド島にも分布を広げたと考えられる。さらにステージ1の後半になると、森林破壊や家畜の持ち込み、狩猟や農耕などの人間の活動によって、ヒグマやイノシシ、オーロックスなどの絶滅が起り、動物相が貧弱化したと考えられる。そのことも哺乳類の化石記録から推定されている (Yalden, 1999)。このようにイギリス諸島の動物相の成り立ちを考えると、現在の動物相は第四紀の中でもごく新しい時期に、大陸から移入した種で構成されているために、大陸のものと違いがなく、その中には固有種がまったくないと説明される。

これとの対比で日本の動物相の成り立ちを考えてみると、まず北海道では上記のように、氷期にも大規模な氷床・氷河は発達しなかったが、河村 (2019) が哺乳類化石のデータなどからまとめているように、後期更新世 (図5参照) を通してマンモスステップやツンドラは発達せず、主に森林が広がっていたと考えられる。北海道とサハリンの間の宗谷海峡やサハリンと大陸の間の間宮海峡 (図2) は、前述のように津軽海峡や朝鮮海峡より現在の水深がはるかに浅い。そのため、北海道は後期更新世のかかなりの長い期間、サハリンを経由して近隣の大陸と地続きになっていて、大陸から南へのび出した細長い半島の先端になっていたと考え

られる (図2)。このような時期に、周辺の大陸は広くマンモスステップに覆われていたことが、ロシア沿海州や中国東北部の哺乳類の化石記録 (Kuzmin, 1992; 金・河村, 1996 など) から推定されるが、北海道は海に囲まれた半島の先端部だったために、マンモスステップはそこまでは広がっていなかったであろう。現在の北海道の動物相が近隣の大陸のものとよく似ていることや、固有種がその中に含まれていないことは、北海道が後期更新世の中でかなり長い期間、大陸と地続きであったことによると説明される。北海道とサハリンを経由した大陸との陸地接続が途切れたのは、ステージ2から1にかけての急激な温暖化の時期で (図5参照)、イギリス諸島が大陸から切り離されたのと同じ頃である。

現在の北海道には、イギリス諸島と比べて面積のわりに多くの種が生息していることについて、地史的に説明すれば、1) 上記のように北海道には後期更新世にも主に森林が広がっていて、古くから生息していた種が生き残れたことや、特に氷期には大陸の動物群の避難地 (レフュージア) になって、避難していた種がそのまま生き残ったこと、2) 河村 (2019) が述べているように、中期更新世に本州・四国・九州から分布を広げて、その後も現在まで生き残っているものがあること、3) 完新世後期に人間の活動が原因となって絶滅した種がイギリス諸島より少なかったこと (Kawamura, 1994; 2004 など参照)、といった要因で説明できるであろう。

本州・四国・九州では、北海道と同様、氷期に大規模な氷床・氷河は発達せず、河村 (2019) が哺乳類化石のデータなどからまとめているように、第四紀を通じて森林が卓越していて、そこは大陸と比べて環境の「変化の穏やかな森の国」であったとされる。そのことが、本州・四国・九州の動物相で哺乳類の種数が豊富であることの大きな理由となっている。イギリス諸島のような環境激変の地域では、氷期・間氷期で氷床とその周辺の森林のない寒冷地から、温暖な森林への変化が繰り返され、そのたびに動物相が「リセット」され、最後の「リセット」で現在の動物相がつくられたと考えられる。それに対して、本州・四国・九州はずっと「変化の穏やかな森の国」であったので、動物相の「リセット」はなく、第四紀のいろいろな時期にこの地域にやってきた種の多くが、現在まで生き残ることができたと考えられる。また、北海道と同様、完新世後期に人間の活動が原因となって絶滅した種が、イギリス諸島より少ないこと (Kawamura, 1994; 2004; 2007 など参照) も、種数が多い理由の一つであろう。

第四紀のうち、ステージ2を含む後期更新世の古地理を見ると、津軽海峡や朝鮮海峡は陸化しなかったとされ、そのため本州・四国・九州は、北海道や周辺の

大陸から孤立していたと考えられている（河村、2019 など参照）。ただし、後期更新世の氷期あるいは寒冷期（ステージ2や4）には、海面低下で狭くなった津軽海峡が冬季に結氷して「氷橋」が形成され、そこを通過して移動力の高い大きい種の一部は南下できたとも言われている。

一方、第四紀の地層から産出するゾウ化石の産出層準の研究から、本州・四国・九州がその西側の陸橋で大陸と陸地接続したのは、中期更新世の始まりの約78万年前以降では、特に著しい氷期であるステージ16（63万年前頃）とステージ12（43万年前頃）の2回で、それ以外の中期更新世の長い期間と、上記の後期更新世、それに完新世には本州・四国・九州は大陸から海で隔てられて孤立していたと考えられている（河村、2019 など参照）。北海道との間では、これ以外にも短期に陸地接続した時期が中期更新世にあったかもしれないが、北海道での化石記録が乏しいために、よくわかっていない。

いずれにしても、本州・四国・九州は約78万年前以降をとっても、他地域から孤立していた期間が非常に長い。最後に陸地接続した時期を約43万年前とし、中期更新世の北海道経由を考えないとして、少なくとも約43万年間は大陸の動物群から孤立していたことになる。この期間は北海道やイギリス諸島の動物群が大陸のものから孤立していた期間（1万年間前後）よりはるかに長い。このように43万年間かそれ以上におよぶ孤立期に、本州・四国・九州では種分化が起ったと考えれば、この地域に北海道やイギリス諸島で見られない固有種が非常に多いということは説明できる。

これらの固有種の中には、他のものより固有度が高く固有属に属するものが3種ある。ヒミズ（図4）とヒメヒミズ、それにヤマネである。これらは、本州・四国・九州に古くから棲みついていた種であろう。このように起源の古い種が現在まで生き残れたのは、この地域が長い期間、大陸から孤立していたことと、そこが「変化の穏やかな森の国」であったことによると考えられる。

現在の本州・四国・九州の動物相で、約半数は固有種ではない種であるが、それらには飛行性の翼手目の種や、移動力の大きい食肉目や偶蹄目の種が多い（表2）。翼手目の種は海を飛び越えて分布を広げることが可能であり、移動力の大きい種はこの地域が孤立していても、たとえば上記の「氷橋」を渡って分布を広げることが可能であったのであろう。また、種分化に要する時間は種によって異なることも考えられ、上記の約43万年間に種分化が起らなかった種があっても不思議ではない。

現在の本州・四国・九州の動物相の特徴の一つとして、亀井ほか（1988）は「南方系および北方系要素の

複合であること」をあげている。確かに、その動物相を構成する種の多くは、旧北区の中国北部から約78万年前より前の前期更新世や、中期更新世の43万年前頃の陸橋形成期に渡来したものがその祖先になったと考えられるが、一方で63万年前頃の陸橋形成期に、東洋区の中国南部から渡来した種が祖先となったと考えられるものが、現在この地域の動物相に見られる（河村、2019 など参照）。カワネズミ、ムササビ、ニホンザル、ニホンカモシカで、これらはすべて固有種とされる（阿部ほか、2008；Ohdachi et al., 2015 など）。このように固有種の中に、旧北区ではない別の動物地理区から祖先が渡来したと考えられるものが含まれていることは、現在のイギリス諸島や北海道の動物相に見られない特徴である。ただし、イギリス諸島では、ステージ5（図5のステージ5a～5e）にエチオピア区（図1）の動物のカバが現れることが知られている（Stuart, 1982; Sutcliffe, 1985）。しかしカバを含む動物群は、その後イギリス諸島から消え去り、現在の動物相に直接つながらないことは、本州・四国・九州の動物相とはまったく異なる点である。

以上のように、現在の本州・四国・九州の動物相は多くの種を含み、内容が多彩で、イギリス諸島のものと比べて、その成り立ちははるかに複雑である。

VIII. 結論

現在の日本本土とイギリス諸島は、いずれもその大部分が温帯に属し、本来は森林に覆われた島嶼群で、しかも旧北区という同じ動物地理区に属している。しかし、それぞれの陸棲哺乳類の動物相の間には、かなりの違いが見られる。動物地理学的には、日本本土は北海道と本州・四国・九州の2地域に分けられるが、特に本州・四国・九州とイギリス諸島の動物相の違いが著しい。このような違いは、日本本土とイギリス諸島がこれまでに経てきた第四紀の地史の違いによって生じたと考えられる。

日本本土のうち現在の北海道の動物相は、固有種を含まないということや、近隣の大陸の動物相とよく似ているということで、現在のイギリス諸島の動物相と特徴が一致している。このことは、北海道もイギリス諸島もごく新しい時期まで近隣の大陸と陸地接続していて、1万年前頃になって海面上昇で、ようやく近隣の大陸から切り離されたことによると考えられる。一方、現在の北海道にはイギリス諸島と比べて、狭いわりに多くの種が生息している。北海道では、氷期にも氷床・氷河はほとんど発達せず、主に森林が広がっていたために、古くからそこで生息していた種や氷期に北方から避難してきた種が生き残れたこと、さらに完新世後期の人間の活動による種の絶滅がイギリス諸島より少なかったことが、北海道で種数が多いことの理

由と考えられる。それに対して、イギリス諸島では2万年前頃の氷期に、そのかなりの部分が氷床に覆われた。そのため、それ以前の動物相はそれまでに消え去り、その後に氷床が消滅してイギリス諸島が大陸から切り離される前に大陸の動物群の一部が新たに移り棲んで、現在の動物相ができ上がったと考えられる。さらに完新世後期の人間の活動による絶滅がより多くの種で起った。これらのことから、イギリス諸島では種数がより少ないと説明される。

一方、現在の本州・四国・九州の動物相は、北海道やイギリス諸島の動物相には見られない固有種を半数近く含んでいる。約78万年前の中期更新世のはじまり以降を見ると、中期更新世に推定される2回の短い陸橋形成期を除いて、本州・四国・九州は近隣の大陸から長い期間、孤立していたと考えられている。そのために、多くの固有種が生じたと説明できる。また現在の本州・四国・九州の動物相は、イギリス諸島のものより多くの種で構成されている。このことは、本州・四国・九州が第四紀を通じて「変化の穏やかな森の国」であったために、第四紀のいろいろな時期にこの地域にやってきた種の多くが、現在まで生き残れたこと、さらに完新世後期の人間の活動による種の絶滅が比較的少なかったことによると説明できる。一方、上記のようにイギリス諸島は環境激変の歴史をもち、完新世後期の絶滅がより多くの種で起ったことで、種数が本州・四国・九州より少ないと説明される。

文献

- 阿部 永・石井信夫・伊藤徹魯・金子之史・前田喜四雄・三浦慎吾・米田政明 (2008) 「日本の哺乳類 (改訂2版)」 206p., 東海大学出版会.
- Aulagnier, S., Mitchell-Jones, A. J., Zima, J., Haffner, P., Moutou, F. and Chevalier, J. (2009) *Mammals of Europe, North Africa and the Middle East*. 272p., Bloomsbury.
- Björvall, A. and Ullström, S. (1986) *The Mammals of Britain and Europe*. 240p., Croom Helm.
- コルバート (Colbert), E. H., モラレス, M., ミンコフ, E. C. (田隅本生訳) (2004) 「コルバート 脊椎動物の進化 (原著第5版)」 567p., 築地書館.
- Clark, P. U., Archer, D., Pollard, D., Blum, J. D., Rial, J. A., Brovkin, V., Mix, A. C., Pisias, N. G. and Roy, M. (2006) The middle Pleistocene transition: characteristics, mechanisms, and implications for long-term changes in atmospheric $p\text{CO}_2$. *Quaternary Science Reviews*, vol. 25, p.3150–3184.
- Corbet, G. B. (1978) *The Mammals of the Palaearctic Region: A Taxonomic Review*. 314p., British Museum (Natural History) and Cornell University Press.
- Corbet, G. B. and Harris, S. (eds.) (1991) *The Handbook of British Mammals* (3rd ed.). 588p., Blackwell Scientific Publications.
- Corbet, G. B. and Hill, J. E. (1992) *The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review*. 488p., Oxford University Press.
- Flint, R. F. (1971) *Glacial and Quaternary Geology*. 892p., John Wiley and Sons.
- George, W. (1962) *Animal Geography*. 142p., Heinemann.
- 今泉吉典 (1960) 「原色日本哺乳類図鑑」 196p., 68pls., 保育社.
- 金昌柱 (Jin C. Z.)・河村善也 (1996) 中国東北部の後期更新世哺乳動物群—マンモス・ケサイと旧石器を伴う動物群—. 地球科学, vol.50, p.315–330.
- Kahlke, H. D. (1981) *Das Eiszeitalter*. 192p. Aulis Verlag.
- 亀井節夫・樽野博幸・河村善也 (1988) 日本列島の第四紀地史への哺乳動物相のもつ意義. 第四紀研究, vol.26, p.293–303.
- 河村 愛 (2019) 化石記録から復元される日本の中期更新世以降の哺乳動物相と推定される古地理・古環境. 旧石器研究, no.15, p.13–29.
- 河村 愛・河村善也 (2018) 第四紀の環境変動と環境教育—地球史からの視点—. 愛知教育大学研究報告 (自然科学編) vol.67- I, p.23–30.
- Kawamura, Y. (1994) Late Pleistocene to Holocene mammalian faunal succession in the Japanese Islands, with comments on the Late Quaternary extinctions. *Archaeozoologia*, vol. 6, p.7–22.
- Kawamura, Y. (2004) Die Säugetiere der japanischen Inselkette vom Pleistozän zum Holozän. Wiczorek, A., Steinhaus, W. and Sahara, M. (eds.) *Zeit der Morgenröte: Japans Archäologie und Geschichte bis zu den ersten Kaisern*. p.40–44, Reiss-Engelhorn-Museen.
- Kawamura, Y. (2007) Last Glacial and Holocene land mammals of the Japanese Islands: Their fauna, extinction and immigration. *The Quaternary Research (Daiyonki-Kenkyu)*, vol.46, p.171–177.
- 国立天文台 (編) (2018) 「理科年表2019」 1130p., 丸善出版.
- Kurtén, B. (1968) *Pleistocene Mammals of Europe*. 317p., Weidenfeld and Nicolson.
- Kurtén, B. and Anderson, E. (1980) *Pleistocene Mammals of North America*. 442p., Columbia University Press.
- Kuzmin, Y. V. (1992) Palaeoenvironment of the Late Palaeolithic of Primorye (the former Far East U.

- S. S. R.). *Man and Environment*, vol.17, p.11-20.
- Lister, A. and Bahn, P. (1994) *Mammoths*. 168p., Macmillan.
- 町田 洋・大場忠道・小野 昭・山崎晴雄・河村善也・百原 新 (編著) (2003) 「第四紀学」 325p., 朝倉書店.
- Martinson, D. G., Pisias, N. G., Hays, J. D., Imbrie, J., Moore Jr., T. C. and Shackleton, N. J. (1987) Age dating and the orbital theory of the ice ages: Development of a high-resolution 0 to 300,000-year chronostratigraphy. *Quaternary Research*, vol. 27, p.1-29.
- Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J. B. M., Vohralik, V. and Zima, J. (1999) *The Atlas of European Mammals*. 484p., T & AD Poyser.
- Niethammer, J. and Krapp, F. (eds.) (1978) *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1 Rodentia I (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae)*. 476p., Akademische Verlagsgesellschaft.
- Ohdachi, S. D., Ishibashi, Y., Iwasa, M. A., Fukui, D. and Saitoh, T. (eds.) (2015) *The Wild Mammals of Japan* (2nd ed.). 511p., Shoukadoh and the Mammalogical Society of Japan.
- Stuart, A. J. (1982) *Pleistocene Vertebrates in the British Isles*. 212p., Longman.
- Sutcliffe, A. J. (1985) *On the Track of Ice Age Mammals*. 224p. British Museum (Natural History).
- 徳田御稔 (1941) 「日本生物地理—東亜鼠類の進化学的研究より見たる日本列島の地史及び生物相の発達史—」 203p., 古今書院.
- 徳田御稔 (1969) 「生物地理学」 199p., 築地書館.
- Van der Geer, A., Lyras, G., de Vos, J. and Dermitzakis, M. (2010) *Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands*. 479p., John Wiley and Sons.
- Williams, M. A. J., Dunkerley, D. L., De Deckker, P., Kershaw, A. P. and Stokes, T. J. (1993) *Quaternary Environments*. 329p., Edward Arnold.
- Wozencraft, W. C. (2005) Order Carnivora. Wilson D. E. and Reeder, D. M. (eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd. ed.). p.532-628, The Johns Hopkins University Press.
- Yalden, D. (1999) *The History of British Mammals*. 305p. T & AD Poyser.

(2019 年 9 月 12 日受理)